

TARTU ÜLIKOOL
LOODUS- JA TEHNOLOOGIAATEADUSKOND
ÖKOLOOGIA JA MAATEADUSTE INSTITUUT

Liisa Lõhmus

FUNKTSIONAALSED TUNNUSED ARBUSKULAAR-MÜKORIISSES KOOSSELUS

BAKALAUREUSETÖÖ

Keskkonnatehnoloogia

12 EAP

Juhendaja PhD Maarja Öpik

Kaitsmisele lubatud:

Juhendaja: _____

Osakonna juhataja: _____

Tartu 2017

Funktsionaalsed tunnused arbuskulaar-mükoriisses kooselus

Maismaataimed moodustavad seentega mutualistliku kooseluvormi mükoriisa, mille erinevatest tüüpidest on enamlevinud arbuskulaarne mükoriisa (AM). Tegemist on vanima ning ulatuslikuma, krohmseente (*Glomeromycotina*) ning taimede poolt loodava kooseluvormiga, mille iseloomulikuks tunnuseks on arbuskulite moodustamine. Selle läbi toimub seensümbiondi abil taimedele efektiivsem toitainete transport mullast ning seen obligatoorse sümbiondina omastab taime abil süsinikku. AM on oma laialdase leviku tõttu oluline uurimisobjekt ökosüsteemide toimimise vaatlustel, samuti omab keskkonnatehnoloogilist tähtsust häiritud maa-alade taastamisel. Hõlmates tänapäeval kuni 80% maismaa taimeliike, omab AM olulist rolli taimede evolutsiooni ja maismaa asustamise uuringutel.

Sümbioosi efektiivsuse ning kasuteguri kujundavad nii taim- kui seensümbiondi funktsionaalsed tunnused, ehk organismile iseloomulikud misasjad, mille määravad organismi morfoloogia, füsioloogia ja fenoloogia. Käesolev bakalaureusetöö keskendub AM mõlema sümbiondi, krohmseente ning taimede morfoloogilistele funktsionaalsetele tunnustele, nende määramisele ning vastastikmõjule sümbiontide vahel.

Märksõnad: *arbuskulaarne mükoriisa, krohmseened, funktsionaalsed tunnused, koosluste kujunemine*

CERCS: B270 Biomeditsiin, taimeökoloogia

Functional traits in arbuscular mycorrhizal symbiosis

Terrestrial plants form a symbiotic association with fungus, called mycorrhiza, in which the most common type is the arbuscular mycorrhiza (AM). Fossil evidence suggests it to be evolutionally the oldest, but also most widely spread symbiosis, that is recognised by its trait to form arbuscules. AM characterizes the symbiosis between fungal subphylum *Glomeromycotina* and vascular plants, where the fungi help plants to take up nutrients from the soil, while carbon is being transferred to the obligatory symbiont *Glomeromycotina*. As AM constitutes up to 80% of all mycorrhizal interactions, it is an important object of study in the evolution of vascular plants, and their colonization of the terrestrial environment.

Additionally, from the environmental technology point of view, AM can be used in ecosystem restoration.

Functional traits in AM symbiosis consist of a variety of traits from both symbionts. Those include organism's morphological, physiological and enological traits. The current thesis focuses on the morphological functional traits of both partners in AM interaction, as well as the study methods used and highlights their effect on the other symbiont.

Märksõnad: *arbuscular mycorrhiza, Glomeromycotina, functional traits, community assembly*

CERCS: B270 Biomedicine, plant ecology

Sisukord

Sissejuhatus.....	5
1. Mükoriisa.....	6
1.1 Arbuskulaarne mükoriisa (AM)	8
2. Funktsionaalsed tunnused.....	11
3. Krohmseened	13
3.1 Krohmseente funktsionaalsed tunnused	14
4. AM taimede funktsionaalsed tunnused arbuskulaar-mükoriisses kooselus	18
5. Arutelu	20
Kokkuvõte.....	23
Summary	24
Tänuavaldused	31

Sissejuhatus

Mükoriisa on mutualistlik (vastastikku kasulik) kooseluvorm taime ning seene vahel, mis hõlmab ligi 95% taimeliikidest. Sealjuures valdav osa taimeliike, kuni 80%, kuulub perekondadesse, mis on iseloomulikult arbuskulaar-mükoriissed. Arbuskulaarne mükoriisa (AM) moodustub obligatoorse sümbiondi, krohmseente (*Glomeromycotina*) ning fakultatiivse taimsümbiondi vahel. AM taimpartnereid on sammaltaimed, sõnajalgtaimed, paljasseemnetaimed ning mitmete katteseemnetaimede seas (Smith ja Read, 2008).

Organismide funktsionaalsed tunnused tulenevad nende morfoloogilistest, füsioloogilistest ja fenoloogilistest näitajatest, mis mõjutavad otseselt organismi kohasust antud keskkonnas (Violle et al., 2007). AM kooselu tulemuslikkuses mängivad rolli mõlema sümbiondi funktsionaalsed tunnused, mis mõjutavad seeläbi krohmseene ja peremeestaime elutegevuse efektiivsust, sealhulgas biomassi, toitainete transpordi suurenemist ja kaitset erinevate patogeenide eest (van der Heijden ja Scheublin, 2007). Krohmseente funktsionaalsed tunnused võimaldavad nende kasutamist taimede kasvu soodustava tegurina, mis on perspektiivne loodussäästlik viis erinevate häiringust kahjustada saanud maa-alade taastamisel (Asmelash, 2016).

Antud bakalaureusetöö keskendub AM kooselu mõlema partneri morfoloogilistele funktsionaalsetele tunnustele sümbioosis, sealjuures vaatluse all on enim mükoriisset kooselu mõjutavad tunnused. Seensümbiondi puhul on nendeks näiteks hüüfide pikkus, mütseeli struktuur, taime juure koloniseerimise kiirus ja ulatus. Taimpartneri poolt moodustavad oluliste tunnuste kogumi maa-aluse osa (juurte) tunnused, samuti mükoriisset kooselu iseloomustavad mükoriisa tüüp ja staatus. Töö annab ülevaate olemasolevast informatsioonist AM morfoloogiliste tunnuste osas, ning toob välja veel seni uurimata valdkondi.

1. Mükoriisa

Evolutsiooni jooksul kujunenud erinevat liiki isendite vaheline kooselu – sümbioos – hõlmab endas mitmeid vorme, lisaks mutualismile ka kommensalismi (vastastikku neutraalne) ja parasitismi (ühe sümbiondi kasu, teise kahju). Mükoriisa kui mutualistliku sümbioosi vorm ühendab seene ja taimejuure (Smith ja Read, 2008) ning moodustab olulise osa taimede mineraaltoitumisest (Brundrett 2002).

Vanaaegkonna seentest on vähe fossiilseid tõendeid, kuid molekulaarsete uuringute põhjal on leitud, et tõenäoliselt lahkesid nad teistest elusorganismidest proterosoikumi jooksul (Wang ja Qiu, 2006). Esimesed taimed liikusid vesikeskkonnast maismaale samuti proterosoikumi ajal, sealjuures on võimalik, et esimesed maismaaseened olid selleks ajaks juba maa koloniseerinud. Varastel taimedel puudusid juured, millega mullast toitaineid ammutada, ning seened vajasisid süsinikuühendite saamiseks lagundatavat materjali, mille varu oli vähene. Seetõttu muutusid need organismid koheselt teineteisele vajalikuks; nüüdseks on mitmed taimed ja enamus mükoriisaseeni muutunud omavahel obligatoorseteks sümbiontideks (Brundrett 2002).

Tulenevalt morfoloogilistest ja anatoomilistest erinevustest, vaadeldakse mükoriisade seas mitut tüüpi, nendest peamised on: vesikulaar-arbuskulaarne (ka arbuskulaarne), ektendo-, ektomükoriisa, erikoidne, orhidoidne, arbutoidne ja monotropoidne mükoriisa (Smith ja Read, 2008; Tabel 1). Sümbiontide liikide arvult on kaks levinuimat AM ning ektomükoriisa. Ligikaudu 95% taimeliikidest kuulub sugukondadesse, mis on iseloomulikult mükoriissed, samal ajal on selliseid seeneliike umbes 5%. Maismaa taimeliikidest on 80% iseloomulikult arbuskulaar-mükoriissed, muutes selle enamlevinuks mükoriisatüübiks taimsümbiontide puhul. Kõige rohkem seeneliike osaleb ektomükoriisses kooseluvormis (Smith ja Read, 2008).

Ektomükoriisat moodustavatest seentest paikneb suurem osa holarktilises regioonis, hõlmates valdava osa põhjapoolkerast. Ektomükoriisa nimetus tuleneb hüüfide kasvust peremeestaime juurerakkude vahel nende sisemusse tungimata. Ektomükoriissed seened koosnevad juurt ümbritsevast seenmantlist ehk tupest ning hüüfidest moodustatud Hartigi võrgustikust. Ektomükoriisa puhul on tegemist on palja silmaga nähtava struktuuriga (Smith ja Read, 2008). Seda moodustavad kandseened (*Basidiomycota*) ning mõnel juhul ka kottseened (*Ascomycota*). Ektomükoriisete taimede seas on paljud ökoloogiliselt ja majanduslikult olulised puude sugukonnad, näiteks männilised (*Pinaceae*), kaselised (*Betulaceae*) ja liblikõielised (*Fabaceae*) (Tedersoo ja May, 2010).

Erikoidne mükoriisa moodustub kottseente ning kolme kanarbikulaadsete (Ericales) seltsi kuuluvate sugukondade vahel, milleks on: kanarbikulised (*Ericaceae*), kukemarjalised (*Empetraceae*) ja rööpkanarbikulised (*Epacridaceae*) (Finlay, 2008). Need taimed kasvavad muldadel, kus toitained esinevad valdavalt orgaaniliste ühenditena, mistõttu on taimedele kättesaadavaks muutmiseks ja lagundamiseks vajalik seente kaasabi. Struktuuri iseloomustab juurte ümber mullas olev ulatuslik mütseel, puudub Hartigi võrgustik ning juuretippudel puudub mantlit (Midgley et al., 2002)

Orhidoidne seenjuur on käpaliste (*Orchidaceae*) ning kandseente vaheline mükoriisa vorm. Orhideed ja seened kasutavad mõlemad teistelt fotosünteesivatelt mükoriissetelt taimedelt saadavat orgaanilist süsinikku, kusjuures üldiselt sõltub taim energiaallikana idanemise faasis seene poolt varustatavast süsinikust (Smith ja Read, 2008). Mitmetel orhideede liikidel ei arenegi rohelised fotosünteesilised organid, ning sõltuvat seenes pärinevatest energiat sisaldavatest ühenditest terve elutsükli vältel – mükoheterotroofid. Struktuurse tunnuseks ei esine orhidoidse mükoriisa juures seenmantlit ega Hartigi võrgustikku (Finlay, 2008).

Arbutoidne mükoriisa moodustub kandseente ning kanarbikulaadsete seltsi vahel. Iseloomulik on seenehüüfidest koosneva mantli esinemine ning Hartigi võrgustik (Brundrett, 2002).

Monotropoidne mükoriisatüüp esineb kandseente ja mittefotosünteesivate taimede vahel. Nendeks on seega klorofüllita taimed, näiteks harilik seenlill (*Monotropa hypopitys*). Samaaegselt on seen ektomükoriisses sümbioosis naabruses kasvavate autotroofsete taimedega, saadav orgaaniline süsinik transporditakse edasi mittefotosünteesivatele taimedele (Smith ja Read, 2008).

Ektendomükoriisa moodustub kandseente ja kottseente erinevate rühmade vahel, taimpartneriks on paljas- (*Gymnospermae*) ja katteseemnetaimed (*Magnoliophyta*). Seenmantel on redutseerunud või puudub täielikult, Hartigi võrgustik hästi arenenud (Smith ja Read, 2008).

Tabel 1. Ülevaade peamistest mükoriisse kooselu tüüpidest (Helgason ja Fitter, 2009) järgi.

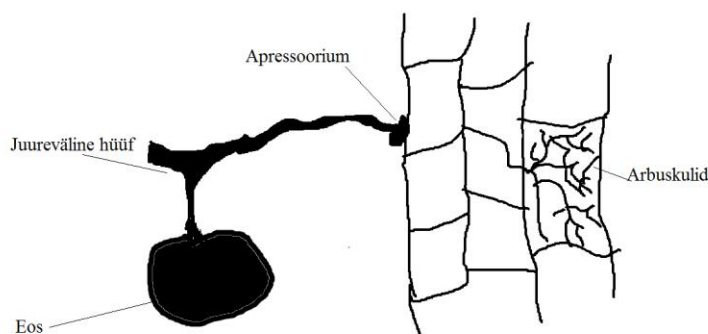
Liigid	Ektomükoriisa	Arbuskulaarne mükoriisa	Erikoidne mükoriisa	Orhidoidne mükoriisa
Seensümbiondid	<i>Basidiomycota</i> <i>Ascomycota</i>	<i>Glomeromycotina</i>	<i>Ascomycota</i>	<i>Basidiomycota</i> , <i>Ascomycota</i>
Taimsümbiondid	Mitmeaastased taimed	Taksonoomiliselt mitmekesine	Kanarbikulaadsed	Orhideelised
Morfoloogia				
Iseloomulik	Hartigi võrgustik	Arbuskulid	Epidermis rakusisesed hüüfikompleksid	Peletonid
Teised struktuurid	Seenmantel	Vesiikulid	-	-
Funktsionaalsus				
Fosfori omandamine mullast	Oluline	Oluline	Oluline	Oluline
Lämmastiku omandamine mullast	Oluline	Väheoluline	Oluline	Oluline
Vee kättesaadavus	Suurendab vee kättesaadavust	Suurendab vee kättesaadavust	Teadmata	Teadmata
Kaitse patogeenide eest	Oluline	Oluline	Teadmata	Teadmata

1.1 Arbuskulaarne mükoriisa (AM)

AM on fülogeneetiliselt vanim mükoriisatüüp, mida arvatakse esinevat juba umbes 400 miljonit aastat tagasi. Tegemist on obligatoorselt mükoriissete seentega mis kõik kuuluvad eranditult krohmseente alamhõimkonda *Glomeromycotina* hõimkonnas *Mucoromycota* (Spatafora et al., 2016). Neid on praeguseks kirjeldatud umbes 300 liiki (Öpik ja Davison,

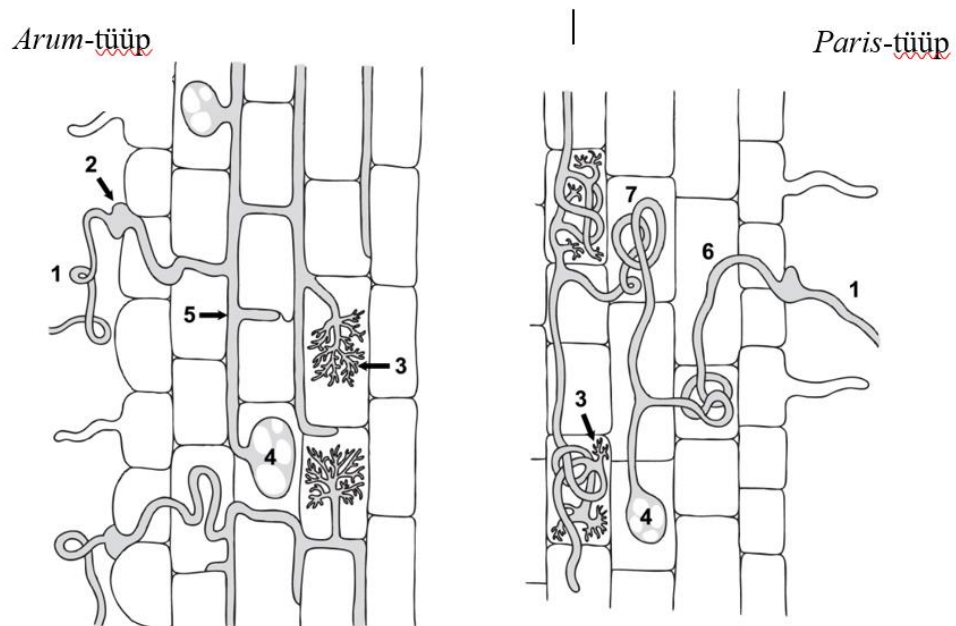
2016), millest kõik vajavad elutegevuseks koostööd taimejuurtega, mistõttu on nende kasvatamine laboris võimalik vaid koos taimedega (Smith ja Read, 2008).

AM saab oma nime krohmseentele iseloomulikust ehituslikust komponendist – arbuskulitest, mis on juurerakkude sees paiknevad põõsakujuliselt harunenud seenestruktuurid. Need tekivad juure parenhüümikoe rakuvahe ruumides kasvavate seenehüüfide kõrvalharude tungimisel läbi juure rakukesta, sellele järgneb tavaliselt hüüfi järjestikune kaheks hargnemine (dihhotoomia). AM kooselule on iseloomulik arbuskulit moodustava seenehüüfi tungimine läbi juure rakukesta (Joonis 1), kuid mitte läbi plasmalemmi, sealjuures toimunud hüüfi harunemise tulemusel kasvab seeneraku ja juureraku plasmalemmi vaheline kokkupuutepind mägrataval, suurendades ainevahetust.



Joonis 1. Arbuskulaar-mükoriisse kooselu struktuur.

Juuresiseste struktuuride morfoloogia alusel saab AM-i jagada *Arum*- ja *Paris*-tüüpideks (Joonis 2). *Arum*-tüüpi iseloomustab hüüfide rakkudevaheline kasv piki juurt, kus hüüfide külgharud sisenevad rakkudesse, moodustades arbuskuleid. *Paris*-tüübi puhul esineb hüüfide kasv juure sees rakust rakku, samal ajal ei läbi need rakumembraane. See kolonisatsiooni tüüp on laialdaselt levinud enamusel AM taimede sugukondades, näiteks sõnajalg- (*Pteridophyta*), paljasseemne- (*Gymnospermae*) ja katteseemnetaimedel (*Magnoliophyta*). Võrreldes eelkirjeldatud *Arum*-tüübiga, toimub taim juure koloniseerimine seene poolt aeglasemalt (Dickson, 2004).



Joonis 2. Arbuskulaarse mükoriisa *Arum*- ja *Paris* kolonisatsioonitüüpide võrdlus. 1 – juurevälised hüüfid; 2 – apressoorium; 3 – arbuskul; 4 – vesiikul; 5 – rakkudevahelised hüüfid; 6 – rakusisesed hüüfid; 7 – hüüfikeerud (Kristof, 2013).

2. Funktsionaalsed tunnused

Funktsionaalsed tunnused on laialdaselt kasutatav termin taimeökoloogias, kuid täpsem definitsioon erineb autoriti. Need on organismi tunnused, milleks on nende morfoloogilised (kuju), füsioloogilised (organismisisesed protsessid) ning fenoloogilised (sesoonsed muutused) näitajad. Peamised variatsioonid funktsionaalsete tunnuste käsitlemisel tulenevad sellest, kas tunnuseid defineeritakse kui täidetavaid funktsioone, näiteks fotosünteesi toimimine, või kui vahendatud funktsionaalseid tunnused, nagu konkreetse lehe pindala, milles toimub fotosünteesi protsess. Samuti kasutatakse funktsionaalse tunnuse mõistet kui omadust, mis mõjutab tugevalt organismi elutegevust, kohasust ja isendi toimimist. Ökosüsteeme puudutavast küljest vaadeldakse funktsionaalseid tunnuseid kui ökosüsteemi toimimist mõjutavaid faktoreid (Violle et al., 2007).

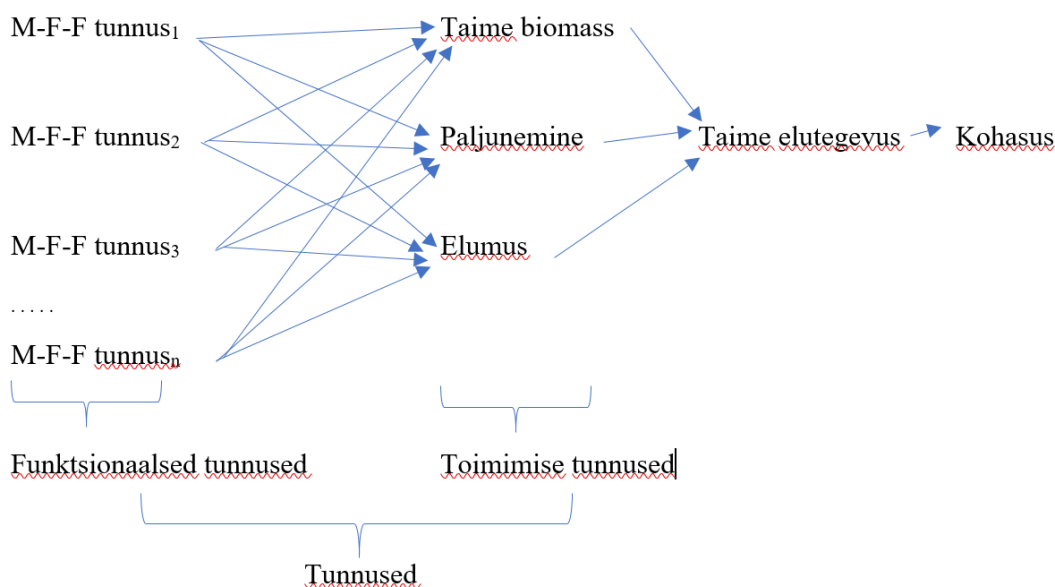
Funktsionaalsed tunnused on väga olulised ressursside omastamisel, määravad ära organismi nišilise kuuluvuse. Elukäiguomaduste (järglaste arv ja kvaliteet, sigimiskordade arv, suguküpsuse saavutamise aeg, kasvukiirus, eluiga) ja funktsionaalsete tunnuste valik oleneb tugevalt organismi kohastumistest keskkonnatingimustele ning pärilikkusest (Fox ja Messina, 2013). Makroorganismide bioloogiliste tunnuste evolutsioon on võrdlemisi hästi uuritud valdkond, kuid vähem on teada mikroorganismide kohta. Siiski on ka nende tunnuste evolutsioon ja areng suure mõjuga ökosüsteemide kujunemisele (Powell et al., 2009).

Fülogeneesi, organismide rühma evolutsioonilist päritolu, kasutatakse ka funktsionaalsete tunnuste uuringuteks. Kui neid tunnuseid jagavad lähedalt suguluses olevad organismid, saab kasutada fülogeneesi uurimaks, kas ja kuidas on koosluse moodustamine olnud mõjutatud antud isendite funktsioonist (Valverde-Barranets et al., 2017). Samal ajal kui keskkonna sõeluv mõju (inglise k. environmental filtering) omab tähtsust koosluste arengus, siis kooseksisteerivad liigid peavad jagama omadusi, mis võimaldavad antud kasvukohas ellujäämist (Maherali ja Klironomos, 2007).

Lisaks on vaadeldud tunnuste kaheksharunemise põhimõtet, mille korral eristatakse raskeid ja kergeid tunnuseid. Raskeid tunnused kujutavad endast neid, mis koondavad huvipakkuva funktsiooni, kuid mis on kas liiga keerulised või kallid mõõtmaks. Samal ajal kerged tunnused on vahendajateks rasketele omadustele, kuid on lihtsamini mõõdetavad. Sellise jagunemise kasutamine on muutunud ebasoovitavaks tulenevalt materiaalsete ressursside suhtelise jagunemisega ning mõõdetavate omaduste keerulisuse subjektiivsusega.

Funktsionaalsed tunnused jagunevad alamkategooriatesse vastavalt kirjeldatavale valdkonnale. Näiteks füsioloogiliste protsesside iseloomustamine, kuhu alla kuulub fotosünteesi ja hapnikutarbe iseloomustamine. Demograafiline käsitus juures vaadeldakse idanemise, paljunemise ja kasvuga seotud muutusi. Lisaks eeltoodutele kasutatakse kohastumuse aspekti ning sooritust (Violle et al., 2007).

Laialdast kasutust on leidnud Stevan J. Arnoldi poolt välja käidud kontseptsioon, mis on üle viidud taimeökoloogiasse. Kõik morfoloogilised, füsioloogilised ning fenoloogilised tunnused kokku (M-F-F) moduleerivad vähemalt ühte kolmest toimimise tunnusest, milleks on taime biomass, elumus ning paljunemine. Need tunnused omakorda mõjutavad taime elutegevust ja kohasust (Joonis 3). Seega on toimimise tunnused sellised, mis otseselt mõjutavad taime elutegevust, ning funktsionaalsed tunnused on sellised M-F-F omadused, mis mõjutavad toimimise tunnust otseselt ning seetõttu kaudselt ka isendi kohasust (Violle et al., 2007).



Joonis 3. Taimede funktsionaalsed tunnused Stevan J. Arnoldi mudeli järgi. M-F-F tunnused moodustavad vastavalt organismi morfoloogilised, füsioloogilised ning fenoloogilised tunnused (Violle et al., 2007)

3. Krohmseened

Krohmseened (*Glomeromycotina*) on üheteistkümnest perekonnast koosnev seente alahõimkond, mille hulka kuulub kuni 300 erinevat liiki (Öpik ja Davison, 2016). Krohmseened arvati varasemalt ikkeseente (*Zygomycota*) hulka, sest nende hüüfidel puuduvad rakuvaheseinad ehk kogu mütseel on omavahel ühenduses olev tsütoplasma ning eosed sarnanevad ikkeseente omadele. Molekulaarsed uuringud näitavad, et nad siiski erinevad teistest hõimkondadest; paleontoloogid on leidnud nende fossiile kuni 460 miljoni aasta vanustest kihtidest, mis annab tõestust, et tegemist on vanimate seentega maismaal (Smith ja Read, 2008).

Krohmseente puhul on arbuskulaarse mükroüsa moodustajatena tegemist obligatoorsete seensümbiontidega, kes ei suuda elada taimpartnerita. Seetõttu pole võimalik krohmseente kultiveerimine laboritingimustes taimsümbiondita, mis seab piiranguid ka teostatavatele katsetele. Tegemist on mikroseentega, kes pole silmaga nähtavad; kuid krohmseente struktuure saab uurida, värvides juurt kemikaalidega ja vaadeldes mikroskoobi all (Smith ja Read, 2008).

Arbuskulaarse mükroüsa puhul asustavad väikese läbimõõduga seeneniidid taime juure koorkihi juhtkimpudeni. Toitainete ülekande kahe sümbiondi vahel tagab nende membraanide kokkupuutumine, kuid samal ajal ei läbi hüüfid taimerakku plasmalemmi, mis tekitab suure piirpinna (Dickson, 2004).

Arvatakse, et krohmseened paljunevad mittesuguliselt eoste abil. Elutsükli alguses koloniseerivad nad taime juure, millele järgneb arbuskulite arenemine juurerakkudes. Krohmseente eosed on paksukestalisel püsifunkstiooniga eosed, mis moodustuvad juure parenhüümis või juurevälisel mütseelil mullas. Seal võivad nad olla pikka aega, elades üle ebasobivad keskkonnatingimused ning idaneda alles hiljem, koloniseerides siis juure (Bever et al., 2001). Peamisteks krohmseente elutsükli etappideks on eoste idanemine, eelsümbiootiline hüüfikasv, diferentseeritud hüüfide harunemine, appressooriumi moodustumine, juurekolonisatsioon ning arbuskulite moodustumine (Giovannetti et al., 1994).

Krohmseened esinevad enamuses maismaa ökosüsteemides (Smith ja Read, 2008) ning konkreetsete liikide esinemist mõjutavad nii abiootilised kui biootilised faktorid (Davison et al., 2015). Kolonisatsiooni olulisus taimede jaoks on paikades, mille mullad on fosforivaesed või selle kättesaadavus on väike. Seetõttu reguleerivad olemasolevad mullatingimused samuti krohmseentega sümbioosi loomise tõenäosust (Smith ja Read, 2008).

Krohmseente levimist mõjutavad lisaks ka inimtegevusega seotud tegurid. Antropogeensetest krohmseente levimist soodustavatest või piiravatest näitajatest domineerivad peamiselt põllumajandusest tulenevad aspektid (McGonigle et al., 1990).

3.1 Krohmseente funktsionaalsed tunnused

Funktsionaalsed tunnused mängivad kesket rolli mitme organismi kooseluvormides. AM puhul on olulised nii seensümbiondi – krohmseente, kui ka taimsümbiondi – taimede funktsionaalsed tunnused. Krohmseened tagavad taime varustamise toitainetega, peaaesjalikult fosfori ja lämmastikuga, kuid lisaks ka teiste mineraalainetega (Bever et al., 2001). Samuti parandavad nad mulla seisundit, eritades mulda kompleksvalku glükoproteiin glomaliini, mis koosneb valgust ja polüsahhariidide ahelatest (Rilling et al., 2001). Nende funktsioonide toimimine on tagatud erinevate krohmseente funktsionaalsete tunnuste poolt, olles jagatud morfoloogilisteks ja füsioloogilisteks, ning omades potentsiaalset kasu nii taim- kui ka seensümbiondile.

Üks olulisemaid AM funktsionaalseid näitajaid on peremeestaime juure koloniseerimise kiirus ja ulatus, mis mõjutab omakorda taime biomassi kasvu ning idanemise kiirust (Hart ja Reader, 2001). Katses 21 AM seene isolaadiga kolmest krohmseene sugukonnast, *Acaulosporaceae*, *Gigasporaceae*, *Glomeraceae* võrreldi kolonisatsiooni strateegiaid, mida hinnati nelja peremeestaimega mükoriisa moodustamisel. Mõõdeti seene biomassi juurtes, hüüfide pikkust, peremeestaime juurte hinnati suhtelisel skaalal kolonisatsiooni ulatust. Leiti, et kiireima kolonisatsiooni moodustamisega oli perekond *Glomeraceae*. Liigid erinesid võrreldes seene biomassi juurtes ja mullas. Sealjuures oli näiteks sugukond *Glomaceae* proovidel suur mütseeli hulk taime juurel, kuid madal kolonisatsiooni ulatuse väärtus mullas. Vastupidiselt näitasid sugukond *Gigasporaceae* isolaadid suuremat mütseeli hulka mullas kui juures. Sugukond *Acaulosporaceae* moodustas vähese kolonisatsiooni mullas ja juures. Antud tulemused olid sarnased kõigi nelja peremeestaime puhul (Hart ja Reader, 2001).

Mitmed krohmseente funktsionaalsed tunnused tõstavad toitainete transpordi efektiivust, mis omakorda suurendab mõlema sümbiondi kasutegurit. AM seened moodustavad juurevälise mütseeli, mis tähendab, et osa hüüfe kasvab taimejuurest välja, need võivad koloniseerida uusi juuri ning kus tekivad omakorda eosed. Selline mütseel imab mullast fosforit ning teisi

toitained ja transpordib need erinevatesse taimeraku struktuuridesse, sealjuures fosfori ülekanne toimub arbuskulite abil (Smith ja Read, 2008).

Fosforiioon on enamikes muldades vähe mobiilne, tulenevalt imendumisest pinnastesse, kus on palju dominantseid mullakatioone (Fe^{+3} , Al^{+3} , Ca^{+2}). Seene hüüfid on läbimõeldult palju peenemad kui taimejuured, mistõttu on nende ulatus ja ligipääsetavus toitainetele kergem ning efektiivsem. Pinnases leidub palju kuni mitme millimeetrise diameetriga kohti, kus on fosforivarud ammendunud, ning juurte efektiivsus langeb. Samal ajal seeneniitide ulatus on väga suur, võimaldades ka suuremat sügavust, omandades toitaineid, eelkõige fosforit, ning transportides selle edasi taimeni. Seetõttu paljud mükoriissed taimed koguvad fosforit sümbioosi moodustades kergemini, kui mitte sümbioosselt (Helgason ja Fitter, 2009).

Lisaks fosforile on taimede üks põhitointaineid lämmastik. Sarnaselt fosfori assimileerimisele, aitavad mükoriisaseened taime lämmastiku omastamisel, kuid seda on seni täheldatud AM asemel pigem erikoidse ja ektomükoriisa juures (Leigh et al., 2009). Sümbioosi moodustamine muudab taime jaoks kergemaks ka erinevate mikroelementide kättesaadavuse, näiteks väheliikuvate ühendite puhul nagu tsink on see väga määravaks teguriks (Marschner ja Dell, 1994). Samuti võimaldavad hüüfid kinnituda juurtel paremini pinnasesse, suurendavad vastupanu taimepatogeenidele, võimaldavad üle elada kergemini veedefitsiiti (Marulanda et al., 2003), muudavad vastuvõtlikkust herbivooridele.

Juurevälise mütseeli uuringud on näidanud krohmseente võimekust moodustada lausalisi mütseeli süsteeme mis ühendavad taimi, kuid samal ajal ühendades iseendi hüüfe anastomooside teel. Anastomoos on levinud nähtus, mille puhul toimub hüüfide ühinemine, andes võimaluse häiringu korral hüüfe parandada, lisaks on see oluline hüüfisisisel kommunikatsioonil (Rayner, 1996; Tabel 2).

Maismaa süsinikuringes on oluline osa mükoriisaseentel, mis vahendavad süsinikuvoogu taimedest mulda (Fitter et al., 2000) ning moodustavad potentsiaalselt suurima maa-aluse süsiniku allika (Clemmensen et al., 2013). Juurevälise mütseeli eluiga on tähtis tegur mõistmaks AM seente rolli maismaa süsinikuringes, siinjuures on oluline ka krohmseente hüüfide eluiga. Hüüfide eluea ning süsiniku transpordi vahelise seose leidmiseks tehti katsed AM taimedega, kus neile anti märgistatud süsinikku, mille teekonda taime poolt fotosünteesil assimileeritud süsinikuna jälgiti mullani. mõõdeti kui palju algsest süsinikust kulutas krohmseen ära ning mis osa jõudis pinnasesse (Staddon et al., 2003).

Hüüfide pikkus mõjutab otseselt toitainete transporti ja selle efektiivsust, aga ka mullaagregaatide teket. Glükoproteiin glomaliin võimaldab tekkida erineva suurusega mullaagregaatidel, aidates nii kaasa mulla veehoiuvõimele ja vähendades muldade liigset kuivamist (Driver et al., 2005).

Krohmseente funktsionaalsete tunnuste mõju peremeestaimede varieerub seeneliigiti ja on erinev taime koosluste koosseisude varieerudes. Nende interaktsioon peremeestaimedega parandab toitainete kättesaadavust taimsümbiondile. Sellele lisaks aga vähendab taime mükoriissus põua, ebasobivate temperatuuride, raskemetallide ning patogeenide kahjulikku mõju taimedele (Pozo et al., 2015).

Tabel 2. Krohmseente morfoloogilised funktsionaalsed tunnused ning nende potentsiaalne kasu taimpartnerile ja krohmseenele endale.

Morfoloogilised funktsionaalsed tunnused	Potentsiaalne kasu taimsümbiontile	Potentsiaalne kasu seensümbiontile	Mõõdetav suurus, ühik
Hüüfide pikkus ^{1,2,3}	Suurenenud toitainete omastamine ^{1,2} ; biomass ^{1,2} ; suurenenud mütseeli hulku mullas soodustab mullaagregaatide moodustumist ⁴	Pikemad hüüfid soodustavad süsiniku liikumist seensümbiondini	Biomass – g Agregaadid – mm Toitainete omastamine – mg (aine) / g taime biomassis
Mütseeli struktuur ⁵	Suurenenud toitainete omastamine; biomass	Hargnenud struktuur toetab seensümbiondi süsiniku omastamist	Biomass – g Toitainete omastamine – mg (aine) / g taime biomass
Mütseeli stabiilsus, anastomooside moodustamine ⁶	Vastupidavus häiringutele; mulla stabiilsus; suurenenud toitainete omastamine	Anastomoosi abil purunenud hüüfide parandus	Anastomoosi arv/hüüfi pikkusühikule
Hüüfide eluiga ⁷	Suurenenud toitainete omastamine; süsiniku talletamine	Seensümbiondi roll süsinikuringes	Hüüfide eluiga mõõdetakse päevades
Juure koloniseerimise kiirus ³	Idanemine ja selle tulemuslikkus; biomass	Kiirem kolonisatsioon võimaldab seensümbiondil kiiremini süsinikku omastada	Biomassi juurdekasv ajatühikus
Juure koloniseerimise ulatus ⁸	Kaitse seenpatogeenide eest; suurenenud toitainete omastamine	Mida laialdasem koloonia, seda parem toitainete vahetus	Biomassi juurekasv
Auksiliaarrakkude moodustumine juurevälisel mütseelil	Pole teada	Pole teada	Pole teada
Vesiikulite moodustumine	Pole teada	Varuainete talletamine	Pole teada

¹ (Jakobsen et al., 1992) ² (Vogelsang et al., 2006) ³ (Hart & Reader, 2001) ⁴ (Miller & Jastrow, 2000) ⁵ (Frieze & Allen, 1991) ⁶ (Giovannetti et al., 1999) ⁷ (Staddon et al., 2003) ⁸ (Newsham et al., 1995)

4. AM taimede funktsionaalsed tunnused arbuskulaar-mükoriisses kooselus

Arbuskulaarses mükoriisas on taimpartneriks mitmed sammaltaimed, sõnajaltaimed, õistaimed ning katteseemnetaimed (Smith ja Read, 2008). Mükoriisse kooselu aspektist on AM taimede olulisemad funktsionaalsed tunnused seotud taime maa-aluse osa, juurega. Juure omadused mõjutavad nii toitainete omastamist mullast, mükoriisse kooselu esinemist kui ka selle vormi (Valverde-Barrantes et al., 2017).

Taime peenjuured on läbimõõduga vähem kui 2 mm ning jagunevad imi- ja juhtjuurteks, nende ülesanne on toitainete transport taime maapealsetesse osadesse, mineraalainete imamine mullast. Tegemist on väikese läbimõõduga juurtega, millel on keskne roll ökosüsteemi protsessides. Uuringus üle 600 taimeliigi peenjuurte tunnustega vaadeldi nelja olulist peenjuure parameetrit: diameeter, peenjuure eripikkus (juurte biomassi jaotus imava juurepinna moodustamisel), juure kudede tihedus, juurte lämmastiku sisaldus. Peenjuurte morfoloogilised tunnused seoti mükoriisa tüübi, taime kasvuvormi, kliima ja fülogeneetilise päritoluga. Leiti positiivne korrelatsioon juure diameetri ning mükoriisa esinemise vahel, mis näitas, et sümbioosi teket toetavad pigem suurema läbimõõduga juurte esinemine. Peamine mõjutaja peenjuurtele iseloomulike tunnuste kujunemisel on fülogeneesil, mis määrab nende tunnuste jagunemise liikide seas (Valverde-Barranets et al., 2017).

Kuue AM puuliigiga parasvöötmes tehtud katses vaadeldi toitainerikkas, ja -vaeses keskkonnas juure diameetri suuruse eelistusi. Katsealasid manipuleeriti väetamisega. Peenjuurtele on iseloomulikum intensiivsem hargnemine kui suurema läbimõõduga juurte puhul. Toitainerikas kasvukoht viis juurte suuremale levikule ning vähendas mükoriisse sümbioosi osakaalu suurema läbimõõduga juurte puhul. Samal ajal oli mükoriisne kolonisatsioon madalam peenjuurte puhul sõltumata toitainete kontsentratsioonist. Uuringust selgus, et imavate juurte morfoloogilised omadused, läbimõõt, hargnemise ulatus, on tugevalt seotud juurte mükoriisse kooselu moodustamise ning toitainete imamise viisidega (Eissenstat et al, 2015).

Taimedel eristatakse nelja mükoriisset tunnust, mis on seotud mükoriisa moodustamise ning sümbioosi protsessidega, nendeks on: mükoriisatüüp, mükoriisne staatus, mükoriisne paindlikkus ning mükoriisne sõltuvus (Moora, 2014).

Mükoriisatüüp kui taime funktsionaalne tunnus hõlmab erinevaid mükoriisavorme: arbuskulaarset, orhidoidset, ektomükoriisat, erikoidset jne mükoriisat. Vaadeldakse, millist

tüüpi mükoriisat taimeliigid moodustavad, see hõlmab samuti erineva seenpartneri valikut. Arbuskulaarset mükoriisat moodustavad seened on obligatoorsed sümbiondid, see tähendab, et vajavad kooselu taimega, kasutades nende fotosünteesiprodukte. Mükoriisse staatusena mõeldakse mükoriisa moodustamise tõenäosust taimedel ning kus omadusena mõõdetakse kas ja kui suures ulatuses on taimejuured koloniseeritud mükoriisaseente poolt. Nii jagatakse taimed mükoriisseteks ning mittemükoriisseteks (Moora, 2014)

Mükoriisne paindlikkus kui omadus tähistab taimeliikide võimet kasvada sümbioosis seentega või ilma, sõltudes kohalikest keskkonnatingimustest. Need taimed on suutelised kasvama kui sobivaid seensümbionte pole saadaval, või kui antud keskkonnatingimuste juures ei ole mükoriisse sümbioosi moodustamine võimalik (Moora, 2014). Samuti on mükoriisse sümbioosi moodustamise seotud taime juure morfoloogiaga (Eissenstat et al., 2015).

Sealjuures eeldatakse, et fakultatiivselt mükoriissed taimeliigid on suutelised muutma oma mükoriisset staatust tulenevalt kohalikest abiootilistest või biootilistest keskkonnamõjudest. See tähendab, et võivad muutuda ka mitte-mükoriisseks. Samal ajal eeldatakse ka, et obligatoorselt mükoriissed või mitte mükoriissed taimed ei ole keskkonnamuutustele kohanevad, mistõttu nende seisund ehk mükoriisa moodustumise tõenäosus ei sõltu kohaliku elustiku või ökoloogiliste näitajate varieeruvusest. Vastavalt on obligatoorsed mükoriissed taimed alati mükoriissed.

Taime mükoriisse sõltuvust mõjutavad mitmed faktorid. Arvestatakse taimeliigi võimekust reguleerida sümbioosi moodustamise taset, ehk kui suurel määral moodustatakse mükoriisat vastustena keskkonnatingimustele. Näiteks pinnase parema toitainete varustatuse juures on erinevatel taimeliikidel võime lükata tagasi arbuskulaarse mükoriisa poolt juurte koloniseerimist (Moora, 2014).

5. Arutelu

Organismide vahelised suhted ja mõju teineteisele, ehk bioloogilised interaktsioonid, on olulised nii organismide endi elukäigule kui ka ökosüsteemide toimimisele tervikuna. Eluslooduses ei esine organismid isolatsioonis, seega on levinud erinevad kooseluvormid organismide vahel. Tegemist võib olla nii obligatoorsete ehk vähemalt ühe osapoole jaoks elutegevuseks vajalike, kui ka mitte tingimata vajalike ehk fakultatiivsete kooseluvormidega (Lidicker, 1979). Käesolev bakalaureusetöö keskendus maismaataimede poolt moodustatava mutualistlikule sümbioosile – mükoriisale. Täpsemalt oli käsitletud all arbuskulaarne mükoriisa, krohmseente ning taimede vastastikku kasulik kooseluvorm ja selle partnerite olulisemad morfoloogilised funktsionaalsed tunnused (Smith ja Read, 2008).

Funktsionaalsed tunnused määravad organismi füsioloogilised, morfoloogilised ja fenoloogilised tunnused. AM kooselu funktsionaalsete tunnuste kogumi moodustavad mõlema sümbiondi tunnused, mis mõjutavad nii organismi ennast kui ka nende sümbioosipartnerit. Tegemist on taimeökoloogias olulise uurimisvaldkonnaga, AM sümbioos hõlmab kuni 80% maismaa taimedest (Smith ja Read, 2008), kujunedes keskseks objektiks taimede evolutsiooni, häiringutega kohastumise ning ökosüsteemide seisundi uurimisel.

Üheks enim kasutatavaks viisiks taimestiku dünaamika mõistmisel on taime funktsionaalsel tüübil ja funktsionaalsetel tunnustel põhinevad meetodid. Selle valguses on tihti välja jäetud taime moodustatava mükoriisa tunnused, hoolimata sellest, et üle 90% maismaa floorast, on mükoriissed. Näiteks ei arvestata neid omadusi taime tunnuste andmebaasides ning tunnustel põhinevates uuringutes. Mükoriissed seemned on väga olulised taime kasvule; vahendavad taimede omavahelist interaktsiooni; vahendavad taime ja teiste troofiliste tasemete organismide omavahelisi interaktsioone, näiteks tolmendajatega ning herbivooridega; mõjutavad taimekoosluse koosseisu ning mitmekesisust; mõjutavad ja aitavad taime keskkonnatingimuste muutumisel (Moora, 2014).

Senine teaduskirjandus keskendub seensümbiondi olulisematele morfoloogilistele funktsionaalsetele tunnustele. Hüüfide pikkuse uuringutel on leitud, et pikemad krohmseene hüüfid toetavad taimsümbiondi suurenenu toitaime omandamist, lisaks suureneb taime biomass. Samuti on soodustatud glomaliini eritusel mullaagregaatide moodustumine, mis on oluline mullaseisukorra parandamisele (Jakobsen et al., 1992). Siiski on oluline hüüfide pikkuse uurimisel ka kogu mütseeli biomassi mõõtmine, mis määrab AM seente tunnuste

kujunemise ning viitab taimsümbiondi kasule toitainete omastamises (van der Heijden ja Scheublin, 2007).

Krohmseened eritavad rasketilagunevat ning kleepuvat glükoproteiin glomaliini, mis on tähtis mullaagregaatide moodustumisel, mulla seisukorra määramisel ning seeläbi taimed toitainete omastamises. Seni on vähe infot glomaliini struktuurist ning selle täpsest rollist mükoriisses kooselus ja krohmseente funktsionaalsete tunnuste osas (Rilling et al., 2002)

AM seente puhul esinevad funktsionaalsete tunnuste seas varieeruvused lisaks kooslustele ka liigisiselt. Näiteks on leitud, et taimsümbiondi toitainete omastamisel, täpsemalt fosfori assimilatsioonis erineb selle tulemuslikkus ka krohmseente sama liigi isendite vahel. Seetõttu on oluline arendada ka liigisiseste uuringute valdkonda (Munkvold, 2004).

Molekulaarsed uuringud on näidanud, et tundmatute ja kultiveerimata AM seene liikide esinemine häirimatutes ökosüsteemides on kõrge. Arvatakse, et seni on metsades esinevaid mittekultiveeritud krohmseeneliike kuni 60%. Seetõttu ei ole võimalik määratlada nende mõju taimekasvule või ökosüsteemide toimimisele. Vajalik on edaspidine uute liikide kultiveerimine ning nende funktsionaalsete tunnuste määratlemine.

Krohmseente poolt taimedele tähtsa funktsionaalse tunnusena on senistes uuringutes vaadeldud taime juure koloniseerimise ulatust ja kiirust seensümbiondi poolt. Need tunnused määravad taime vastupanuvõime juure patogeenidele ja tõstavad stressitaluvust (Hart ja Reader, 2001). Mitmed taime juure kolonisatsiooni kirjeldavad uuringud näitavad AM positiivset mõju vastupanus juure kahjuritele, kuid lisaks tuleks leida ka AM efekt taime maapealsete osade vastupanu võime muutustele.

Lisaks seente funktsionaalsetele omadustele mõjutavad AM kooselu ka taimsümbiondi funktsionaalsed tunnused. Seni läbiviidud uuringutest on leitud olulised seosed taime toitainete imamise viisi ning juurte morfoloogiliste näitajate vahel. Peenjuured vastutavad mineraal- ja toitainete imamise eest taimes, samuti on neile iseloomulik suur pindalaline hargnevus (Eissenstat et al., 2015). Funktsionaalsete tunnuste osas on fenoloogia suur mõjutaja juurekasvule ning selle seisundile, mõjutades samuti ka AM kooselu moodustumise tõenäosust.

Keskkonnatehnoloogilisest vaatepunktist on üks olulisemaid AM-I rakendusalasid häiritud ökosüsteemide taastamine. Krohmseente vähese levikuga konkreetsetel aladel omavad konkurentsieelist mitte-mükoriissed taimed, kuid krohmseente ilmumine annab parema võimaluse mükoriissete taimede kasvuks, sest see võimaldab neil üle elada raskeid

keskkonnatingimusi, vastupidiselt mitte-mükoriissetele taimedele (Tuomi, 2001). Krohmseente inokulatsioon häiritud maa-alade taastamisel kiirendab taastamise protsesse ning annab võimaluse taimede liigirikkuse suurenemisele.

Käesolevas bakalaureusetöös käsitletud kirjandusest hõlmasid osa üksikuuringud. Seni avaldatud teaduskirjanduses on AM seente koosseisu ning funktsionaalsete tunnuste leidmiseks kasutanud põhiliselt fikseeritud ajal ja kohas läbiviidud ühekordseid uuringuid. Organismi funktsionaalsete tunnuste üheks komponendiks on nende fenoloogilised omadused, mille määravad keskkonna sesoonseid muutused. Taime juured on dünaamilised ning sesoonselt varieeruvad, ühekordsed uuringud ei hõlma seetõttu ajalisi muutusi AM kooselus ning on seetõttu ebapiisavad (van der Heijden ja Scheublin, 2007).

Kokkuvõte

Arbuskulaarne mükoriisa (AM) on maismaa taimede seas enam levinum mükoriisse kooselu vorm, mida moodustavad krohmseened ja nende taimpartnerid. AM puhul toimub toitainete vahetus seen- ja taimsümbiondi vahel, krohmseened kasutavad taime fotosünteesi produkti, süsinikku, ning taimed saavad seente abil mullast toitaineid (olulised fosfor, lämmastik, mineraalained).

AM kooselu ja selle funktsionaalsed tunnused on olulised nii ökoloogilise mitmekesisuse kui keskkonnatehnoloogia vaatepunktist. Käesoleva töö eesmärk oli anda ülevaade tähtsamatest morfoloogilistest funktsionaalsetest tunnustest AM sümbioosis mõlema sümbiondi poolt, ning iseloomustada nende omavahelist sõltuvust.

Uurimise all olevad morfoloogilised tunnused hõlmasid krohmseente poolt nii hüüfide pikkuse, mütseeli struktuuri kui ka kolonisatsiooni ulatusega seonduvat. Ilmnes nende tunnuste positiivne kasutegur mõlemale AM kooseluvormi sümbiondile. Peaasjalikult paranes läbi nende tunnuste taime toitainete kättesaadavus, kaitse patogeenide eest, ning vastupanu looduslikele häiringutele. Taimsümbiondi morfoloogilised tunnused nagu juure läbimõõt või juurestiku hargnevus mõjutavad mükoriisse kooselu tekkimise tõenäosust ning iseloomu.

AM on oluline keskkonnatehnoloogiline uurimisala. Krohmseened osalevad aktiivselt maismaa süsinikuringes läbi hüüfide morfoloogilise näitaja – eluea. Lisaks on võimalik AM sümbioosi rakendamine erinevate häiringust kahjustatud maa-alade taastamisel. Krohmseente ning AM kooselu edaspidisteks uuringuteks tuleks läbi viia rohkem sesoonselt varieeruvaid uuringuid, mis võimaldaksid rakendusala veelgi suurendada.

Summary

Arbuscular mycorrhiza (AM) is the most widespread mycorrhizal type among plants, that is formed by sub-phylum *Glomeromycotina* and terrestrial vascular plants. Transactions between the symbionts are made, the fungi help plants with nutrient acquisition (phosphorus, nitrogen, minerals) and plants serve as a carbon source for the fungi.

AM symbiosis and its functional traits are an important field of study from the ecological and environmental technological point of view. The given theses focused to highlight the most important morphological functional traits among both AM symbiosis partners, and to show their impact to the other symbiont.

Morphological traits of the fungi included the hyphae length, structure of the hyphal network and the degree, speed of the plant's root colonization. A mutual benefit from those traits was found. Plants roots were able to forage better, the AM symbiosis acted as a defence against pathogens and also boosted the resistance for changes in the natural living environment. The plant root's morphological traits connected to the root's diameter, or branching of the mycelial network have an impact to the tendency of forming mycorrhizal symbiosis.

AM has a great significance in environmental technology field. The fungi involved have an active part in the terrestrial carbon cycle. Also AM is used in the restauration of land. For future studies it is principal to also include more phenology as a functional trait and practice more case-studies that have a longer duration point.

Kasutatud kirjandus

- Asmelash, F., Bekele, T., & Birhane, E. (2016). The potential role of arbuscular mycorrhizal fungi in the restoration of degraded lands. *Frontiers in Microbiology*, 7: 1095.
- Benhamou, N., Fortin, J. A., Hamel, C., St. Armand, M., & Shatilla, A. (1994). Resistance responses of mycorrhizal Ri T-DNA-transformed carrot roots to infection by *Fusarium oxysporum*. *Phytopathology*, 84: 445-457.
- Bever, J. D., Schultz, P. A., Pringle, A., & Morton, J. B. (2001). Arbuscular Mycorrhizal Fungi: More Diverse than Meets the Eye, and the Ecological Tale of Why. *BioScience*, 923-932.
- Brundrett, M. (2008). *Mycorrhizal associations: The Web Resource*. Kasutamise kuupäev: 10. mai 2017. a., allikas <https://mycorrhizas.info/vam.html>
- Brundrett, M. C. (2002). Coevolution of roots and mycorrhizas of land plants. *New Phytologist*, 154: 275-298.
- Clemmensen, K. E., Bahr, A., Ovaskainen, O., Dahlberg, A., Ekblad, A., Wallander, H., & Stenlid, J. (2013). Roots and associated fungi drive long-term carbon sequestration in boreal forest. *Science*, 339: 1615-1618.
- Davison, J., Moora, M., Öpik, M., & Zobel, M. (2015). Global assessment of arbuscular mycorrhizal fungus diversity reveals very low endemism. *Science*, 349: 970-973.
- Dickson, S. (2004). The arum–paris continuum of mycorrhizal symbioses. *New Phytologist*, 163: 187-200.
- Driver, J. D., Holben, W. E., & Rilling, M. C. (2005). Characterization of glomalin as a hyphal wall component of arbuscular mycorrhizal fungi. *Nature*, 37: 262-265.
- Eissenstat, D. M., Kucharski, J. M., Zadworny, M., Adams, T. S., & Koide, R. T. (2015). Linking root traits to nutrient foraging in arbuscular mycorrhizal trees in temperate forest. *New Phytologist*, 208: 114-124.
- Finlay, R. D. (2008). Ecological aspects of mycorrhizal symbiosis: with special emphasis on the functional diversity of interactions involving the extraradical mycelium. *Journal of Experimental Botany*, 59: 1115-1126.

- Fox, C. V., & Messina, F. J. (1. jaanuar 2013. a.). *Oxford Bibliographies in Ecology (Online Series)*. Kasutamise kuupäev: 17. mai 2017. a., allikas <http://www.oxfordbibliographies.com/view/document/obo-9780199830060/obo-9780199830060-0016.xml> .
- Friese, C. F., & Allen, M. F. (1991). The spread of VA mycorrhiza hyphae in the soil: inoculum types and external hyphal architecture. *Mycologia*, 83: 53-56.
- Furugård, H. (2000). *VäxtEko: Interactions between arbuscular mycorrhizal fungi, a rhizobacterium and rhizoctonia solani in potato*. Kasutamise kuupäev: 16. mai 2017. a., allikas http://www.vaxteko.nu/html/sll/slu/ex_arb_ekologi_vaxtproduktion/EEV19/EEV19.H TM
- Giovannetti, M., Azzolini, D., & Citrinesi, A. S. (1999). Anastomosis formation and nuclear and protoplasmic exchange in arbuscular mycorrhizal fungi. *Applied and Environmental Microbiology*, 65: 5571-5575.
- Giovannetti, M., Sbrana, C., & Logi, C. (1994). Early processes involved in host recognition by arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist*, 127: 703-709.
- Hart, M. M., & Reader, R. J. (2001). Taxonomic basis for variation in the colonization strategy of arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist*, 153: 335-344.
- Helgason, T., & Fitter, A. H. (2009). Natural selection and the evolutionary ecology of the arbuscular mycorrhizal fungi (phylum Glomeromycota). *Journal of Experimental Biology*, 60: 2465-2480.
- Jakobsen, I., Abbott, L. K., & Robson, A. D. (1992). External hyphae of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi associated with *Trifolium subterranean*. *New Phytologist*, 120:371-380.
- Jansa, J., Mozafar, A., Kuhn, G., Ankent, T., Ruh, R., Sanders, I. R., & Fossard, E. (2003). Soil tillage affects the community structure of mycorrhizal fungi in maize roots. *Ecological Applications*, 13: 1164-1176.
- Jansa, J., Wiemken, A., & Fossard, E. (2006). The effects of agricultural practices on arbuscular mycorrhizal fungi. *Function of Soils for Human Societies and the Environment*, 266: 89-115.

- Kabir, Z., O'Halloran, I. P., Fyles, J. W., & Hamel, C. (1997). Seasonal changes of arbuscular mycorrhizal fungi as affected by tillage practices and fertilization: Hyphal density and mycorrhizal root colonization. *Plant and Soil*, 192: 285-293.
- Kristof, Z. (2013). *Structure of plants and fungi*. Kasutamise kuupäev: 16. mai 2017. a., allikas <http://elte.prompt.hu/sites/default/files/tananyagok/StructureOfPlantsAndFungi/ch08s05.html>
- Leigh, J., Hodge, A., & Fitter, A. H. (2009). Arbuscular mycorrhizal fungi can transfer substantial amounts of nitrogen to their host plant from organic material. *New Phytologist*, 181: 199-207.
- Lidicker, W. Z. (1979). A Clarification of Interactions in Ecological Systems. *BioScience*, 8: 475-477.
- Maherali, H., & Klironomos, J. N. (2007). Influence of phylogeny on fungal community assembly and ecosystem functioning. *Science*, 316: 1746-1748.
- Maherali, H., & Klironomos, J. N. (2012). Phylogenetic and Trait-Based Assembly of Arbuscular Mycorrhizal Fungal Communities. *PLoS ONE*, 7: 1-9.
- Marschner, H., & Dell, B. (1994). Nutrient-uptake in mycorrhizal symbiosis. *Plant and Soil*, 159: 89-102.
- Marulanda, A., Azcon, R., & Ruiz-Lozano, J. M. (2003). Contribution of six arbuscular mycorrhizal fungal isolates to water uptake by *Lactuca sativa* plants under drought stress. *Physiologia Plantarum*, 119: 526-533.
- McGonigle, T. P., Miller, M. H., & Evans, D. G. (1990). Effect of degree of soil disturbance on mycorrhizal colonization and phosphorus absorption by maize in growth chamber and field experiment. *New Phytologist*, 116: 629-636.
- Midgley, D., Chambers, S. M., & Cairney, J. W. (2002). Spatial distribution of fungal endophyte genotypes in a *Woolfsia pungens* (Ericaceae) root system. *Australian Journal of Botany*, 50: 559-565.
- Miller, R. M., & Jastrow, J. D. (2000). *Arbuscular mycorrhizae: molecular biology and phyecology*. Dordrecht: Kluwer Academic Press.

- Moora, M. (2014). Mycorrhizal traits and plant communities: perspectives for integration. *Journal of Vegetation Science*, 25: 1126-1132.
- Munkvold, L., Kjoller, R., Vestberg, M., Rosendahl, S., & Jakobsen, I. (2004). High functional diversity within species of arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist*, 164: 357-364.
- Newsham, K. K., Fitter, A. H., & Watkinson, A. R. (1995). Multi-functionality and biodiversity in arbuscular mycorrhizas. *Trends in Ecology and Evolution*, 10: 407-411.
- Öpik, M., & Davison, J. (2016). Uniting species- and community-oriented approaches to understand arbuscular mycorrhizal fungal diversity. *Fungal Ecology*, 24B: 106-113.
- Öpik, M., Moora, M., Liira, M., & Zobel, M. (2006). Composition of root-colonizing arbuscular mycorrhizal fungal communities in different ecosystems around the globe. *Journal of Ecology*, 94: 778-790.
- Öpik, M., Vanatoa, E., Vanatoa, A., Moora, M., Davison, J., Kalwij, J., & Reier, Ü. (2010). The online database MaarjAM reveals global and ecosystemic distribution patterns in arbuscular mycorrhizal fungi (Glomeromycota). *New Phytologist*, 188: 223-241.
- Powell, J. R., Parrent, J. L., Hart, M. M., Klironomos, J. N., Rilling, M. C., & Maherali, H. (2009). Phylogenetic trait conservatism and the evolution of functional trade-offs in arbuscular mycorrhizal fungi. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 276: 4237-4245.
- Pozo, M. J., Lopez-Raez, J. A., Azcon-Aguilar, C., & Garcia-Garrido, J. M. (2015). Phytohormones as integrators of environmental signals in the regulation of mycorrhizal symbioses. *New Phytologist*, 205: 1431-1436.
- Rayner, A. D. (1996). *A Century of Mycology*. Cambridge: University of Cambridge Press.
- Rilling, M. C., Wright, S. F., Nichols, K. A., Schmid, W. F., & Torn, M. S. (2002). The role of arbuscular mycorrhizal fungi and glomalin in soil aggregation: comparing effects of five plant species. *Plant and Soil*, 238: 325-333.
- Rilling, M. C., Wright, S. F., Nichols, K. A., Schmidt, W. F., & Torn, M. S. (2001). Large contribution of arbuscular mycorrhizal fungi to soil carbon pools in tropical forest soils. *Plant and Soil*, 233: 167-177.

- Sarand, I., Timonen, S., Nurmiäho-Lassila, E. L., Koivula, T., Haahtela, K., Romantschuk, M., & Sen, R. (1998). Microbial biofilms and catabolic plasmid harbouring degradative fluorescent pseudomonads in Scots pine mycorrhizospheres developed on petroleum contaminated soil. *FEMS Microbiology Ecology*, 27: 115–126.
- Scheublin, T. R., Ridgway, K. P., Young, P., & van der Heijden, M. G. (2004). Nonlegumes, legumes and root nodules harbor different arbuscular mycorrhizal fungal communities. *Appl Environmental Microbiology*, 70: 6240-6246.
- Smith, S. E., & Read, D. (2008). *Mycorrhizal Symbiosis (Third Edition)*. Amsterdam: Academic Press.
- Spatafora, J. W., Chang, Y., Benny, G. L., Lazarus, K., Smith, M. E., Berbee, M. L., . . . Stajich, J. E. (2016). A phylum-level phylogenetic classification of zygomycete fungi based on genome-scale data. *Mycologia*, 108:1028-1046.
- Staddon, P. L., Ramsey, C. B., Ostle, N., Ineson, P., & Fitter, A. H. (2003). Rapid turnover of hyphae of mycorrhizal fungi determined by AMS microanalysis of C-14. *Science*, 300: 1138–1140.
- Tedersoo, L., & May, T. W. (2010). Ectomycorrhizal lifestyle in fungi: global diversity, distribution, and evolution of phylogenetic lineages. *Mycorrhiza*, 4: 217-263.
- Tinker, P., & Nye, P. (2003). *Solute movement in the rhizosphere*. New York: Oxford University Press.
- Toth, R., & Miller, R. M. (1984). Dynamics of arbuscule development and degeneration in a *Zea mays* mycorrhiza. *American Journal of Botany*, 71: 449-460.
- Tuomi, J., Kytöviita, M. M., & Härdling, R. (2001). Cost Efficiency of Nutrient Acquisition and the Advantage of Mycorrhizal Symbiosis for. *Oikos*, 92: 62-70.
- Valverde-Barranets, O. J., Frechet, G. T., Roumet, C., & Blackwood, C. B. (2017). A worldview of root traits: the influence of ancestry, growth form, climate and mycorrhizal association on the functional trait variation of fine-root tissues in seed plants . *New Phytologist*.
- van der Heijden, M. G., & Scheublin, T. R. (2007). Functional traits in mycorrhizal ecology: their use for predicting the impact of arbuscular mycorrhizal fungal communities on plant growth and ecosystem functioning. *New Phytologist*, 174: 244-250.

- Violle, C., Navas, M. L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., & Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116: 882-892.
- Vogelsang, K. M., Reynolds, H. L., & Bever, J. D. (2006). Mycorrhizal fungal identity and richness determine the diversity and productivity of a tallgrass prairie system. *New Phytologist*, 172: 554-.562.
- Wang, B., & Qiu, Y. (2006). Phylogenetic distribution and evolution of mycorrhizas in land plants. *Mycorrhiza*, 16: 299-363.

Tänuavaldused

Soovin tänada antud bakalaureusetöö juhendajat, Maarja Öpikut teema valikul ning igakülgse abi eest nii töö valmimisprotsessis kui õigeaegsuses.

Lisaks hindan oma vanemate ja lähedaste panust lõputööga seotud küsimuste üle arutlemisel.

Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja lõputöö üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina Liisa Lõhmus

(sünnikuupäev: 27.11.1995)

annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) enda loodud teose

“Funktsionaalsed tunnused arbuskulaar-mükoriisses kooselus“,

mille juhendaja on Maarja Öpik,

reprodutseerimiseks säilitamise ja üldsusele kättesaadavaks tegemise eesmärgil, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace-is lisamise eesmärgil kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni;

üldsusele kättesaadavaks tegemiseks Tartu Ülikooli veebikeskkonna kaudu, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace'i kaudu kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni.

olen teadlik, et punktis 1 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile.

kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei rikuta teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse seadusest tulenevaid õigusi.

Tartus, 22.05.2017

